

Pratiques agricoles et la dynamique évolutive des populations de plantes domestiquées : implications pour la conservation des ressources génétiques

Coordination :

Doyle McKEY,
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive,
UMR 5175 CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5 ;
doyle.mckey@cefe.cnrs.fr

Participants :

Hélène JOLY, Adeline BARNAUD, Marc DELÊTRE, Anne DUPUTIÉ - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR CNRS 5175 CNRS -
CIRAD, UPR 67 "Gestion des ressources génétiques et dynamiques sociales" Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5
Martine HOSSAERT-McKEY, Nadir ALVAREZ, Marianne ELIAS, Benoît PUJOL - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR CNRS 5175 CNRS
Monique DEU - Laboratoire de Polymorphismes d'Intérêt Agronomique, CIRAD, Montpellier
Eric GARINE - Laboratoire d'Ethnologie et de Sociologie Comparative, UMR CNRS 7535, Université Paris 10
Christine RAIMOND - ProdiG, UMR 8586 CNRS, Université Paris 1
Celestin KHASAH - Poli, Cameroun

Mots-clés : acanthoscelides, bruches, ethnobiologie, gestion dynamique, manioc,
Manihot esculenta, ressources génétiques, sorgho, *Sorghum bicolor*

Résumé : Sous gestion dynamique, où les agriculteurs produisent leurs propres semences à partir de leur récolte, les pratiques agricoles modifient les forces évolutives agissant sur les plantes domestiquées. Cependant, les connections entre pratiques et évolution restent une "boîte noire". Pour trois modèles, nous montrons comment les pratiques agricoles influencent les forces évolutives agissant sur les plantes et, dans un cas, sur un insecte phytophage associé. Les pratiques et savoirs sont à leur tour tributaires de la dynamique sociale des agriculteurs. L'élaboration des stratégies de gestion des ressources génétiques demande donc une approche intégrant la biologie évolutive et l'ethnobiologie.

Introduction

Les populations de plantes domestiquées gérées “traditionnellement” – c’est-à-dire, où les agriculteurs produisent leurs propres semences à partir de leur récolte – sont soumises non seulement aux pressions sélectives exercées par les composantes naturelles des milieux agricoles, mais aussi aux modifications des forces évolutives – mutation, migration, sélection, dérive – qu’entraînent les pratiques agricoles. La grande diversité génétique des populations de plantes domestiquées soumises à une telle gestion dynamique est souvent signalée (Brush *et al.* 1995), mais les études s’arrêtent souvent à l’étape descriptive, les connections entre les pratiques agricoles et l’évolution continue des populations végétales restant une “boîte noire”. Si la gestion dynamique *in situ* doit servir comme paradigme pour la conservation des ressources génétiques, il faut que sa base scientifique soit mieux établie. A partir de l’étude de trois modèles biologiques, nous présentons des analyses quantitatives montrant comment les pratiques agricoles influencent les forces évolutives agissant sur les populations végétales et, dans un cas, sur les populations d’un insecte phytophage inféodé à la plante. Les savoirs et pratiques agricoles sont, à leur tour, tributaires de la dynamique sociale des groupes d’agriculteurs. Ces relations montrent la nécessité d’une approche intégrant la biologie évolutive et l’anthropologie dans des stratégies de gestion des ressources génétiques.

L’impact évolutif des pratiques agricoles dépend de leurs interactions avec les traits biologiques intrinsèques des plantes. Nous appliquons une approche comparative qui tente d’explorer les principaux axes de variation, dans les traits des plantes domestiquées comme dans les pratiques agricoles. Nos modèles d’étude diffèrent dans leurs traits d’histoire de vie, dans la partie de la plante qui est récoltée et dans leur système de reproduction. Il est évident que la séparation des effets de chacune de ces variables nécessiterait l’étude non seulement de nombreuses plantes, mais aussi la comparaison de différentes pratiques appliquées à la même plante. Notre étude n’est donc qu’un début. Dans un premier temps, nous avons mis l’emphase sur des modèles présentant des contrastes forts dans leur système de reproduction.

Les questions principales que nous avons posées varient en fonction des modèles. (1) Le sorgho (*Sorghum bicolor* [L.] Moench, Poaceae) se reproduit strictement par graines, dans un régime plutôt autogame (Chanterreau & Nicou 1991) mais avec une proportion variable de croisements allogames pouvant aller jusqu’à 30 % (Ellstrand & Foster 1983, Ollitrault *et al.* 1997, Djé *et al.* 2004). Dans un système où les pratiques des agriculteurs favorisent des flux géniques, comment peut-on expliquer la persistance d’un grand nombre de morphotypes distincts ? Quelle est la nature génétique de ces morphotypes ? (2) Le manioc (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) est propagé par les agriculteurs de façon clonale, mais des plantes spontanées issues de graines peuvent être incorporées dans le stock de variétés locales, conduisant à un régime mixte clonal/sexuée (Elias *et al.* 2001a). La propagation clonale permet aux agriculteurs de préserver des génotypes performants contre la recombinaison, mais conduit à une perte de diversité génotypique, qui pourrait diminuer la tolérance de la population aux risques environnementaux. La reproduction sexuée génère de la diversité, mais produit une forte proportion de plantes consanguines, surtout dans des populations dominées par quelques clones. Comment les agriculteurs peuvent-ils combiner les avantages agronomiques des deux modes de reproduction en minimisant leurs inconvénients ? (3) Quant au troisième modèle, le haricot (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae), notre projet s’est focalisé sur les populations d’insectes phytophages inféodés à la plante, les bruches *Acanthoscelides* spp. (Coléoptères : Bruchidae), plutôt que sur la plante elle-même. Quel est l’impact des pratiques agricoles sur la dynamique de la communauté d’organismes associés aux plantes domestiquées ?

Matériels et méthodes

Sorgho. Plusieurs travaux montrent que le sorgho domestiqué, *Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*, est génétiquement variable, tant au niveau des collections internationales (Djé *et al.* 2000 ; Grenier *et al.* 2000a, b) qu’au niveau régional (Djé *et al.* 1999 ; Ghebru *et al.* 2002 ; Nkongolo et Nsapato 2003). Les variétés cultivées appartiennent à cinq races différentes : guinea, caudatum, kafir, durra et bicolor, ou à leurs intermédiaires. La forme cultivée est aussi reconnue comme principalement autogame mais le pourcentage d’allogamie peut aller jusqu’à 30 % (Chanterreau & Nicou 1991, Ollitrault *et al.* 1997, Djé *et al.* 2004). Cependant les liens entre la structuration de la diversité, les flux de gènes et les pratiques des agriculteurs sont mal connus. Les travaux de Garine (1995) et de Alvarez *et al.* (2005a) chez les Duupa du Nord Cameroun ont permis de montrer que les agriculteurs y cultivent plus de 50 types morphologiques ; les graines de plusieurs de ces types sont mélangées avant d’être semées dans les champs. Les pratiques des agriculteurs favorisent donc les flux de gènes via le pollen dans les champs composés de plusieurs types morphologiques. Chez les Duupa, le sorgho est non seulement la base de l’alimentation mais c’est aussi un élément important des

échanges sociaux : les travaux collectifs sont l'occasion de réunions où la bière de sorgho est indispensable. Les agriculteurs qui participent à un battage collectif de sorgho peuvent prendre quelques panicules pour leur propre semence. L'échange entre agriculteurs favorise donc les flux de gènes via l'échange de graines. Dans ce contexte où les flux de gènes sont importants et où le taux d'allopécundation de la plante peut aller jusqu'à 30 %, nous nous demandons quels sont les facteurs biologiques (décalage de phénologie, mauvaise germination des graines issues de croisements entre types différents,...) et les facteurs anthropologiques (limitation des types semés dans un même champs, sélection des semences,...) qui permettent le maintien de cette diversité morphologique et à quelle structuration de la diversité génétique correspond cette diversité morphologique. Nous avons analysé 21 types morphologiques à l'aide de 14 marqueurs microsatellites. Les analyses de la diversité génétique ont été réalisées grâce aux logiciels Genetix (Belkhir *et al.* 2002) et Structure (Pritchard *et al.* 2000).

Manioc. Des études précédentes avaient déjà mis en évidence la grande diversité génétique des populations de manioc cultivées par des sociétés amérindiennes (Elias *et al.* 2000a). Ces études ont également démontré les liens entre la diversité génétique estimée par les marqueurs neutres, la diversité agromorphologique, et la diversité perçue par les agriculteurs, telle qu'elle est reflétée par leur taxonomie locale. Les variétés locales sont génétiquement différenciées les unes des autres, et une expérience en jardin commun a démontré qu'elles étaient également caractérisées par des traits agromorphologiques distincts (Elias *et al.* 2001b). Cependant, une variété locale ne correspond pas à un clone (ou des individus dérivés d'un clone par mutations somatiques) mais regroupe plusieurs clones à phénotypes similaires. Comme documenté par nos enquêtes ethnobiologiques (Elias *et al.* 2000b), cette situation s'explique par l'incorporation de plantes issues de graines. Ces plantes issues de graines apparaissent en grand nombre dans les parcelles au début du cycle de culture. Parmi celles qui survivent jusqu'à la récolte, certaines peuvent être utilisées par les agriculteurs pour préparer des boutures, chacune étant assimilée par l'agriculteur à une variété qu'elle ressemble phénotypiquement. Cependant, tandis que les variétés locales sont constituées de clones fortement hétérozygotes, les plantes issues de graines, au début du cycle, incluent une forte proportion d'individus homozygotes à de nombreux locus, étant issus de croisements consanguins. On suppose que ces derniers ont une valeur agromonomique bien inférieure, le manioc étant préférentiellement allogame. L'incorporation de plantes issues de graines doit donc être très sélective (Elias *et al.* 2001a).

L'objectif de l'étude conduite dans le cadre du présent projet était d'étudier cette sélection en suivant la démographie et la génétique des cohortes de plantes issues de graines au cours d'un cycle de culture, du brûlis jusqu'à la récolte et la préparation des boutures. L'étude sur le terrain a été conduite dans deux champs des Amérindiens Palikur près de St. Georges de l'Oyapock en Guyane française, de février 2001 à novembre 2002. Dans chacune des parcelles, nous avons cartographié chaque plante issue de graine et pris pour chaque individu trois mesures pour estimer sa taille. Une petite quantité de jeunes feuilles a été prélevée sur chaque plante pour permettre son génotypage pour six locus microsatellites. Après ce premier recensement, les plantes issues de graines ont été recensées de nouveau après le désherbage manuel effectué par les agriculteurs plusieurs mois après le brûlis, action susceptible d'être un facteur de mortalité des plantes issues de graines. Ensuite, les plantes issues de graines ont été recensées à la fin du cycle, pour étudier la mortalité due aux causes naturelles. Finalement, dans une parcelle, nous avons étudié la sélection effectuée par l'agriculteur dans l'incorporation des plantes issues de graines dans son stock de boutures. Les méthodes sont présentées en détails dans deux publications (Pujol *et al.* 2005, Pujol & McKey 2005).

Haricot et bruches. Nous avons étudié (Alvarez *et al.* 2005b, c) l'écologie et la génétique des populations de deux espèces de bruches, *Acanthoscelides obtectus* et *A. obvelatus*, dont les larves sont des prédateurs de graines de *Phaseolus vulgaris*. Dans le volet de l'étude qui est pertinent par rapport au présent projet, nous avons comparé la structuration géographique des populations de bruches associées respectivement aux populations domestiquées et sauvages d'haricots. La domestication a modifié la nature des graines – leur phénologie, leur masse, leur composition chimique – exploitées par ces parasites comme seule ressource alimentaire. Des divergences adaptatives ont-elles conduit à la différenciation des populations de bruches associées aux deux types d'haricots, sauvage et domestiqués ? Quel est l'impact des échanges de graines sur les flux géniques entre populations de bruches, qui infestent les stocks de graines et peuvent ainsi être véhiculés ? Les méthodes employées dans cette étude, combinant écologie, génétique des populations (marqueurs microsatellites) et phylogéographie (séquençage de gènes nucléaires et mitochondriaux), sont présentées en détails dans les articles cités ci-dessus.

Résultats et Discussion

Sorgho. Dans le village de Wanté où des enquêtes complémentaires ont été menées, les champs sont plantés d'un mélange de 12 types morphologiques en moyenne, variant entre 4 et 24. La diversité génétique (hétérozygotie attendue) de chaque type varie de 0.08 à 0.047, avec une moyenne de 0.32. Le type le plus variable ('zormee' en Duupa) est cultivé dans tous les champs, en proportion élevée. Par contre see gooriya, dont la diversité est la plus faible (0.08) de tous les types étudiés, est un type connu pour être cleistogame et pour lequel le taux d'allogécondation est vraisemblablement quasi nul. L'analyse montre la présence de nombreux allèles privés, y compris pour des types dont un faible échantillon a pu être analysé (Tab. 1). Les Fis varient entre 0.53 et 0.85 ; le déficit en hétérozygotes semble moins important chez les types qui sont de la race guinea. Les types sont largement différenciés ($F_{st} = 0.36$). Cependant l'analyse globale de l'ensemble

Tableau 1. Caractéristiques agro-morphologiques, et 'saliences' pour les agriculteurs, des 21 morphotypes ('landraces') de sorgho analysés au niveau génétique à Wanté.

Taxonomie locale	Traduction	Race	SC ¹	GID ²	PASH ³	Cycle ⁴	Fréq ⁵	AvR ⁶	Dens ⁷	% F ⁸
'angonga ⁹	-	KD	jaune	noire	3	T	42	5.30	0	21
baa dangkaliya	cultivé//patate douce	GC	blanche	blanche	2	T	25	5.16	1	62
beng kpankpanna	-	-	blanche	blanche	3	P	3	8.33	0	7
benga	-	GC	blanche	noire	2	P	33	5.72	<1	1
benga see	-	-	pourpre	noire	3	P	-	-	0	0
bonna	-	KDC	jaune	jaune	4	T	12	6.75	<1	1
gbansaa	-	-	blanche	paille	2	P	42	5.30	<1	17
gbarat ba'a	rapace//œuf	G	rouge/blanche	noire	2	T	2	8.50	1	52
goo beee	enveloppe//rouge	G	blanche	rouge	2	T	7	5.66	7	79
goo tiii	enveloppe//noir	G	blanche	noire	2	T	4	4.25	12	90
sans nom	-	KD	rouge	rouge	4	T	-	-	0	0
kubaze kolla	-	G	orange	rouge	2	T	34	5.05	39	100
murzumma	-	G	rose	noire	2	T	-	-	10	90
nam vaa	-	GC	blanche	noire	1	T	18	5.88	1	62
see gooriya	donner la graine	BD	blanche	paille	1	T	26	8.00	<1	48
se 'kukka	fermeture//carquois	GC	blanche	noire	3	T	24	7.21	2	69
vee nimma	feu//fumée	G	rouge	noire	2	T	28	5.10	5	90
yatta	-	DC	pourpre	paille	1	T	19	7.21	<1	38
yen waa	-	DC	blanche	blanche	2	T	7	7.00	<1	31
za' toota	souchet//mil	D?	jaune	noire	3	T	11	7.27	<1	55
zormee	-	G	orange	noire	2	T	12	3.50	11	83

¹ SC = couleur de la graine ;

² GID = couleur de la glume ;

³ PASH = forme de la panicule, notée 1- très lâche, 2- lâche, 3-compacte, 4-très compacte ;

⁴ Cycle = variétés précoces (P) ou tardives (T) selon les agriculteurs ;

⁵ Fréq = fréquence ;

⁶ AvR = rang moyen (il s'agit de deux estimations de la 'saliences' d'un morphotype, déterminée par la méthode de 'free-listing' [Barnaud *et al.* soumis] ; une forte fréquence (le nombre d'agriculteurs sur un total de 73 qui ont sponta-

nément listé le morphotype) indique une salience élevée du morphotype ; pour AvR, une valeur basse indique que le morphotype est parmi les premiers mentionnés par les agriculteurs, c'est-à-dire, possède une forte salience) ;

⁷ Dens = densité moyenne du type (en % de l'ensemble des plants) dans les champs où la variété était représentée (19 champs ont été recensés) ;

⁸ % F = pourcentage de champs dans lequel un type donné est cultivé (sur 19 champs).

⁹ Dans la transcription phonétique adoptée le signe «'» représente un stop glottal.

des données, sans regroupement a priori, réalisée grâce au logiciel Structure, ne mets en évidence que quatre groupes génétiques : les individus des types plutôt guinea-caudatum, ceux des types kafir ou/et durra et un groupe de deux types isolés (*see gooriya et yatta*). La variation génétique est plus importante entre les groupes (35 %) et intra type (43.6 %) qu'entre différents types d'un même groupe. Ces premiers travaux montrent comment les pratiques des agriculteurs modèlent la diversité génétique ; l'importance des flux de gènes limite la différenciation génétique entre types d'un même groupe bien que ces types soient morphologiquement identifiés par les agriculteurs. La taxonomie locale cependant dispose aussi d'une terminologie englobante qui regroupe les types des races guinea/guinea caudatum et qui correspond aux groupes définis par l'analyse. La suite de ce travail permettra d'étudier les flux de gènes de manière plus fine et de caractériser les types sur le plan agromorphologique.

Manioc. Dans les deux parcelles suivies, les plantes issues de graines ont subi une forte mortalité. Cette mortalité était sélective, tant au niveau phénotypique qu'au niveau génotypique. Trois étapes de sélection ont été identifiées et quantifiées. Le premier événement sélectif est le désherbage manuel de la parcelle. En éliminant les adventices, les agriculteurs disent qu'ils n'arrachent pas les plantes issues de graines de manioc. Cependant, des recensements avant et après désherbage montraient que 23 % et 36 % des plantes issues de graines ont disparu dans les deux parcelles à cause de cette action. Ces plantes étaient significativement plus petites, et significativement plus homozygotes, que les plantes ayant survécu au désherbage (Pujol *et al.* 2005). Les plants de manioc issus de graine étant mélangés avec d'autres adventices, tout porte à croire que les petites plantes n'ont pas été vues par l'agriculteur, et que leur mortalité peut être attribuée à une sélection humaine inconsciente.



La mortalité naturelle est responsable de la deuxième étape de sélection. Cette mortalité est due à la compétition entre les plantes issues de graines. Les graines du manioc étant disséminées et enfouies par les fourmis, les plantes issues de graines se trouvent souvent agrégées ; la taille de ces agrégats correspond aux dimensions des chambres des fourmilières. Dans la compétition intense qui s'ensuit, les plantes initialement plus grandes ont un avantage. La taille étant toujours positivement corrélée avec le taux d'hétérozygotie multilocus, les plantes ayant survécu à cette étape sont non seulement plus grandes, mais aussi plus fortement hétérozygotes que celles qui ont péri (Pujol & McKey 2005).

Dans la troisième étape, les agriculteurs, lors de la récolte, sélectionnent les plantes issues de graines qu'ils vont utiliser pour préparer des boutures. Cette étape de sélection humaine consciente favorise aussi les plantes les plus vigoureuses.

A chacune de ces trois étapes, un mécanisme différent est responsable de la mortalité sélective, mais tous ces mécanismes ont agi dans le même sens : une mortalité disproportionnée des individus de petite taille. La taille étant significativement corrélée à l'hétérozygotie multilocus – reflet de la dépression de valeur sélective due à la consanguinité – les plantes ayant survécu à chaque étape sont caractérisées par un taux d'hétérozygotie plus élevé que la population avant l'événement de sélection. Ainsi la sélection naturelle et la sélection humaine, consciente et inconsciente, agissent ensemble tout au long du cycle de culture, de façon à ce que les plantes issues de graines ayant survécu se rapprochent de plus en plus les clones hétérozygotes et vigoureux qui constituent les variétés locales (Figure 1). Ces mécanismes sélectifs expliquent comment les

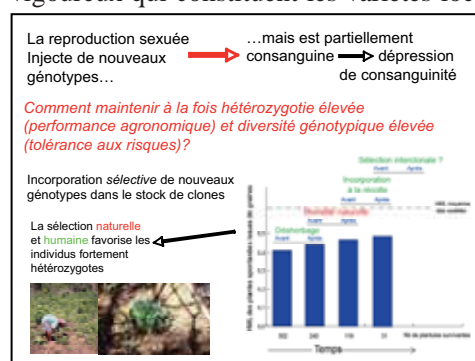


Figure 1. Sélection naturelle et sélection humaine (consciente et inconsciente) agissent ensemble sur les plantes consanguines, de façon qu'à la fin du cycle de culture, le niveau d'hétérozygotie multilocus des plantes issues de graines ayant survécus jusqu'à la récolte approche celui des clones propagés comme variétés locales. Le désherbage manuel (coin gauche inférieure, photo de gauche) effectue une sélection humaine inconsciente ; la mortalité naturelle due à la compétition intraspécifique—plus intense dans les agrégats de plantes issues de graines dans les anciennes fourmilières (coin gauche inférieure, photo de droite)—effectue une sélection naturelle. Finalement, une sélection humaine consciente agit quand les agriculteurs choisissent quelles plantes ils utiliseront pour préparer des boutures.

agriculteurs peuvent combiner les avantages des deux modes de reproduction, clonal et sexué. En effet, la population de manioc dans une parcelle est constituée de deux compartiments à fonctionnement très contrasté des points de vue génétique et écologique. Le compartiment clonal assure la production à court terme, tandis que le compartiment sexué assure la création et le tri sélectif de nouveaux génotypes, indispensables pour le potentiel adaptatif et donc la production à long terme.

Haricot et bruches. Des deux espèces d'*Acanthoscelides* associées au haricot domestiqué, *A. obvelatus* est univoltine, avec une seule ponte par an, suivi d'une diapause reproductive. Bien que cette espèce attaque les graines du haricot dans les champs, elle n'est pas capable de se reproduire dans les stocks de graines. Par contre, l'autre espèce, *A. obtectus*, est multivoltine (pontes toute l'année sans interruption), et infeste les stocks. C'est cette espèce seulement qui peut être véhiculée par les échanges de graines et qui est donc devenue un ravageur important à l'échelle mondiale (Alvarez *et al.* 2005b). Pour cette espèce, à l'échelle du Mexique, les flux géniques entre populations associées au haricot domestiqué sont beaucoup plus importants que ceux entre populations associées au haricot sauvage (Alvarez *et al.*, in prép.). Ce résultat démontre que les échanges de semences affectent non seulement la diversité des plantes domestiquées mais aussi influence le fonctionnement du cortège d'organismes associés. Concernant le cas particulier des bruches, les forts taux de flux géniques dus aux migrations assistées par l'homme suggèrent que si des résistances génétiques (aux pesticides, aux toxines Bt produites par des haricots génétiquement modifiés,...) apparaissent, leur diffusion pourrait être très rapide.

Conclusions et perspectives

Nous avons montré comment les pratiques agricoles modifient les forces évolutives agissant sur les plantes domestiquées. L'impact des pratiques dépend des traits biologiques intrinsèques à la plante, non seulement le régime de reproduction, sur lequel nous nous sommes focalisé dans un premier temps, mais aussi de nombreux autres traits. De plus, le régime de reproduction est lui-même modifié par des pratiques telles que la distribution spatiale des plantations. Chez le manioc, par exemple, la proportion de graines issues de croisements consanguins est plus élevée pour des plantes à l'intérieur d'une tache monovariétale que pour des plantes aux marges, entre des taches de variétés différenciées. La prise en compte de la diversité d'interactions entre pratiques et traits biologiques est nécessaire si on veut construire des bases solides pour la gestion dynamique des plantes domestiquées - et pour celle des espèces qui leur sont associées, comme le montre l'exemple du haricot et de ses bruches. Dans l'avenir nous comptons étudier les interactions entre pratiques et forces évolutives en comparant la même plante dans des situations contrastées. Par exemple, le savoir amérindien sur les plants issus de graines de manioc en Amazonie, aire d'origine de la plante, existe-t-il également en Afrique, aire d'introduction ? D'autres savoirs sont-ils en train d'être inventés et diffusés ? Nous voulons ainsi dépasser le cadre restreint des pratiques agricoles, reflets matériels des savoirs, pour procéder à l'analyse des dynamiques sociales qui sous-tendent ces savoirs, leur transmission, et leur évolution.



Bibliographie principale

- Belhkir K. *et al.* 2002. GENETIX, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions CNRS UMR 5000, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Brush S.B., Kesseli R., Ortega R., Cisneros P., Zimmerer K. & Quiros C. (1995). Potato diversity in the Andean center of crop domestication. *Conservation Biology* 9 : 1189-1198.
- Chantereau J. & Nicou R. (1991). *Le Sorgho*. Maisonneuve & Larose, Paris.
- Djé Y., Forcioli D., Ater M., Lefebvre C., Vekemans X. (1999). Assessing population genetic structure of sorghum landraces from North-western Morocco using allozyme and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 99 : 157-163.

- Djé Y., Heuertz M., Ater M., Lefebvre C. & Vekemans X. (2004). In situ estimation of outcrossing rate in sorghum landraces using microsatellite markers. *Euphytica* **138** : 205-212.
- Djé Y., Heuertz M., Lefebvre C., Vekemans X. (2000). Assessment of genetic diversity within and among germplasm accessions in cultivated sorghum using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* **100** : 918-925.
- Elias M., Panaud O. & Robert T. (2000a). Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system, using AFLP markers. *Heredity* **85** : 219-230.
- Elias M., Rival L. & McKey D. (2000b). Perception and management of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) diversity among Makushi Amerindians of Guyana (South America). *Journal of Ethnobiology* **20** : 239-265.
- Elias M., Penet L., Vindry P., McKey D., Panaud O. & Robert T. (2001a). Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Molecular Ecology* **10** : 1895-1907.
- Elias M., McKey D., Panaud O., Anstett M.C & Robert T. (2001b). Traditional management of cassava morphological and genetic diversity by the Makushi Amerindians (Guyana, South America) : perspectives for on-farm conservation of crop genetic resources. *Euphytica* **120** : 143-157.
- Ellstrand N. C. & Foster K.W. (1983). Impact of population structure on the apparent outcrossing rate of grain-sorghum (*Sorghum bicolor*). *Theoretical and Applied Genetics* **66** : 323-327.
- Ghebru B., Schmidt R.J., & Bennetzen J.L. (2002). Genetic diversity of Eritrean sorghum landraces assessed with simple sequence repeat (SSR) markers. *Theoretical and Applied Genetics* **105** : 229-236
- Grenier C., Bramel-Cox P.J., Noirot M., Rao K.E.P., & Hamon P. (2000). Assessment of genetic diversity in three subsets constituted from the ICRISAT sorghum collection using random vs non-random sampling procedures A. Using morpho-agronomical and passport data. *Theoretical and Applied Genetics* **101** : 190-196.
- Grenier C., Deu M., Kresovich S., Bramel-Cox P.J., & Hamon P. (2000). Assessment of genetic diversity in three subsets constituted from the ICRISAT sorghum collection using random vs non-random sampling procedures B. Using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics* **101** : 197-202.
- Nkongolo K.K. & Nsapatu L. (2003). Genetic diversity in *Sorghum bicolor* (L.) Moench accessions from different ecogeographical regions in Malawi assessed with RAPDs. *Genetic Resources and Crop Evolution* **50** : 149-156.
- Ollitrault P., Noyer J.L., Chantreau J., Glaszmann J.C. (1997). Structure génétique et dynamique des variétés traditionnelles de sorgho au Burkina Faso. Pp. 231-240 in : *Gestion des Ressources Génétiques de Plantes en Afrique des Savanes*. : Bureau des Ressources Génétiques, Paris.
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155** : 945-959.

Articles publiés ou soumis à publication dans le cadre du projet

- Alvarez N., Garine E., Khasah C., Dounias E., Hossaert-McKey M. & McKey D. (2005a). Farmers' practices, metapopulation dynamics, and conservation of agricultural biodiversity on-farm : a case study of sorghum among the Duupa in sub-sahelian Cameroon. *Biological Conservation* **121** : 533-543.
- Alvarez N., McKey D., Hossaert-McKey M., Born C., Mercier L. & Benrey B. (2005b). Ancient and recent evolutionary history of the bruchid beetle *Acanthoscelides obtectus* Say, a cosmopolitan pest of beans. *Molecular Ecology* **14** : 1015-1024.
- Alvarez N., Hossaert-McKey M., Rasplus J.-Y., McKey D., Mercier L., Soldati L., Aebi A. & Benrey B.. (2005c). Sibling species of bean bruchids : morphological and phylogenetic studies among *Acanthoscelides obtectus* Say and *A. obvelatus* Bridwell. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43** : 29-37.
- Pujol B., David P. & McKey D. (2005). Microevolution in agricultural environments : how a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters* **8** : 138-147
- Pujol B., Mühlen G., Garwood N., Horoszowski Y., Douzery E. & McKey D. (2005). Evolution under domestication : contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* **166** : 305-318.
- Pujol, B. & McKey D. (2005). Size asymmetry in intraspecific competition and the density-dependence of inbreeding depression in a natural plant population : a case study in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*. (in press). Online publication date Sept 23 2005 ; doi : 10.1111/j.1420-9101.2005.00990.x.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude aux agriculteurs au Cameroun, au Mexique et en Guyane qui nous ont hébergé et qui ont partagé leur savoir avec nous. Nous remercions l'IFB pour le financement accordé à ce projet, et le MEDD (programme 'Ecosystèmes Tropicaux'), le Ministère de la Recherche (programme 'Impact des Biotechnologies dans les Agroécosystèmes'), et le Contrat-Plan Etat Région Guyane pour des financements complémentaires. Le personnel du Service Commun des Marqueurs Moléculaires en Ecologie au CEFÉ est remercié pour leur aide technique.